N° d'enregistrement
au C. N. R. S.

A. O. 8509

Article principal recouvrant en partie

la THÈSE présentée pour l'obtention

du grade de DOCTEUR INGÉNIEUR

A L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

M. JEAN LEROY DEVAL

Sujet de la Thèse : BIOLOGIE ET SYLVICULTURE DE AUCOUMEA KLAINEANA (OKOUMÉ).
CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA STRUCTURE DYNAMIQUE DE LA RHIZOSPHÈRE DE L'OKOUMÉ DANS SES RAPPORTS AVEC LA SYLVICULTURE.

Soutenue le 29 mai 1973

Devant la Commission d'Examen

M. R. SCHNELL, Président

M. BOUREAU, Examinateur

M. A. AUBRÉVILLE, Membre de l'Institut, invité

M. LETOUZEY, invité

N° d'enregistrement
au C. N. R. S.

A. O. 8509

Article principal recouvrant en partie

la THÈSE présentée pour l'obtention

du grade de **DOCTEUR INGÉNIEUR**

A L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

M. JEAN LEROY DEVAL

Sujet de la Thèse : BIOLOGIE ET SYLVICULTURE DE AUCOUMEA KLAINEANA (OKOUMÉ).
CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA STRUCTURE DYNAMIQUE DE LA RHIZOSPHÈRE DE L'OKOUMÉ DANS SES RAPPORTS AVEC LA SYLVICULTURE.

Soutenue le 29 mai 1973

Devant la Commission d'Examen

M. R. SCHNELL, Président

M. BOUREAU, Examinateur

M. A. AUBREVILLE, Membre de l'Institut, invité

M. LETOUZEY, invité

UNIV.
LUNDENS
BIBL.

Photo Leroy-Deval.

Photo 1.
Anastomoses de racines entre un okoumé et des souches provenant d'arbres abattus depuis longtemps et restées vivantes. La Mondah, plantation artificielle de 20 ans (voir sur le plan de parcelle les souches nº 74 et 43 et l'Okoumé nº 146).

LES LIAISONS ET ANASTOMOSES RACINAIRES

par J. Leroy-Deval
Conservateur des Eaux et Forêts.

SUMMARY

ROOT LIAISONS AND ANASTOMOSES

Root liaisons and anastomoses do not occur in Okoumé alone ; they may happen in many species. They may take place between two trees of different species or of the same species. In the case of Okoumé, the author has never observed anastomosis between it and another species. In this article he deals with anastomoses between Okoumé alone.

The method of systematic excavations was employed. The excavations were made in different types of soils and in plantations of known age.

These observations revealed that fusions are essentially linked with the structure of the plantation. There is little anastomosis so long as the plantation forms a single regular stratum. The first fusions may occur at the age of 4 to 6 years.

The study of specific examples leads the author to the conclusion that Okoumé is a social rather than a gregarious species.

RESUMEN

LOS ENLACES Y ANASTOMOSIS DE LAS RAÍCES

Los enlaces y anastomosis de las raíces no sólo se producen en el caso del okumé, ya que también pueden ser obtenidas en un gran número de especies. Las mismas pueden producirse entre dos árboles de especies diferentes o bien, entre dos árboles de la

misma especie. En el caso del okumé el autor no ha observado nunca una anastomosis entre esta especie y otro árbol de una especie distinta y por consiguiente, en este artículo se trata únicamente de las anastomosis entre okumés.

El método que ha sido utilizado corresponde a las excavaciones sistemáticas, que han sido llevadas a cabo en ciertos tipos de suelos y para plantaciones de edad determinada.

Las observaciones que han sido efectuadas han permitido comprobar que las fusiones quedan vinculadas esencialmente a la estructura de la plantación. Efectivamente, no se observa la presencia de anastomosis en tanto que la plantación forma un estrato único regular. Las primeras fusiones pueden intervenir a la edad de 4 a 6 años.

El estudio de ejemplos precisos permite al autor llegar a la conclusión que, mejor aún que una especie gregaria, el okumé es — sobre todo — una especie social.

Les liaisons et anastomoses de racines ne sont pas propres à l'Okoumé. Elles peuvent être observées dans nombre d'autres espèces et constituent deux aspects particuliers des interrelations entre les arbres vivant en peuplement.

L'aspect mécanique, en ce qui concerne les liaisons, généralement superficielles et résultant de pressions purement mécaniques entre les racines, est dû soit à une surpopulation, soit à la pauvreté du sol ou à la profondeur peu marquée de celui-ci. Elles peuvent se produire :

— soit entre les racines de deux espèces différentes, comme celles de l'Okoumé et celles de *Anthocleista vogelii* par exemple ;

— soit entre des racines de deux Okoumés qui se gênent dans un peuplement dense ;

— soit entre deux racines secondaires d'un même Okoumé, gênées dans leur développement.

Les liaisons se traduisent par une pression mécanique souvent considérable aboutissant à l'écrasement des écorces et une déformation des racines localisée aux points de contact. C'est l'aspect le plus fréquent et le moins intéressant, car si elles reflètent l'état d'âpre concurrence dans lequel vivent les arbres, elles n'affectent pas profondément leur biologie. Bien que certains auteurs (Rakhteenko, I. N., 1958 et Bkhuvanasvari, Subbo-Rao, 1959), aient démontré que les échanges physiologiques peuvent également se faire à travers les points de contact, en absence de toute anastomose.

En ce qui concerne les anastomoses de racines, l'aspect physiologique doit retenir spécialement notre attention. Elles sont caractérisées par des liens physiologiques intimes entre les arbres, impliquant l'union intime des tissus des racines des partenaires. Ces anastomoses peuvent se produire soit entre deux arbres d'espèces différentes, soit entre deux individus de la même espèce. Dans le cas de l'Okoumé nous n'avons jamais observé d'anastomose entre les racines d'un arbre de cette espèce et celles d'un arbre d'une autre espèce. Les anastomoses que nous avons observées, et elles sont fréquentes en peuplements, se produisent exclusivement entre les racines de deux ou plusieurs Okoumés.

HISTORIQUE

Le problème des anastomoses ou fusion des racines a fait l'objet d'importantes études portant aussi bien sur des espèces de pays tempérés, que sur des espèces tropicales.

a) Chez les espèces des pays tempérés.

De nombreux travaux ont été faits dans divers pays, et notamment en U. R. S. S. et aux E.-U. Tous ont conclu à la réalité de la fusion des racines entre des arbres d'espèces différentes ou entre des arbres d'une même espèce. Cependant les anastomoses les plus fréquemment observées, sont celles qui se produisent entre les racines des individus d'une même espèce.

En U. R. S. S.

N. I. Rubtsov (1950), le premier a signalé l'existence des liaisons racinaires pouvant aller jusqu'à la fusion complète des racines chez de nombreuses espèces dans les plantations artificielles de la zone des steppes.

D'autres auteurs ont poursuivi ces travaux, Yunovidov (1951), Beskaravainyi (1955), ... et ont signalé la réalité de ces fusions de racines entre arbres forestiers.

I. I. Shishkov (1953), signala par exemple que dans les peuplements denses de certaines espèces d'Epicéa, 30 % des racines sont anastomosées.

Aux Etats-Unis.

Dès 1936 D. E. Kunts et A. D. Raiker ont découvert des anastomoses racinaires chez *Quercus ellipsoidalis*, alors qu'elles sont très rares chez *Populus tremuloides*, *Betula alba* et *Pinus ponderosa*. Par contre il n'en a jamais été observé chez *Picea alba*, *Picea mariana*, ni chez *Abies balsamea*.

b) Chez les espèces tropicales.

Ces anastomoses sont fréquemment observées sur des *Ficus* épiphytes qui enserrent le tronc de l'arbre hôte.

R. Schnell (1970) a signalé des soudures de racines chez *Dolonix (Poinciana) regia* principalement au niveau des racines serpentant au ras du sol.

c) Chez l'Okoumé.

Les premières liaisons de racines chez cette espèce ont été signalées par R. Catinot (1962) au Gabon.

LES OBSERVATIONS COURANTES

A l'origine de ces travaux sur les anastomoses et soudures de racines de l'Okoumé, se trouvent les observations que nous avons eu l'occasion de faire souvent en forêt et dans les parcelles d'essais sur la vitalité des souches d'arbres abattus. Il ne s'agit pas d'arbres âgés, de gros diamètre mais d'arbres jeunes atteignant 25-30 cm de diamètre en moyenne en forêt, et âgés de 12 à 13 ans dans les plantations artificielles.

En forêt.

Lors des travaux dits « d'amélioration » des peuplements d'Okoumé, l'on procédait à des éclaircies en abattant à la hache (ou à la matchette) des Okoumés parfois jeunes pour aérer le peuplement. De même, dans le tracé des layons forestiers, il arrivait qu'on abatte de jeunes arbres. Cet abattage se faisait sans soins particuliers et il restait une souche de 50 à 60 cm de haut en moyenne.

Lorsqu'on repassait dans ces zones quelques années plus tard, soit 2, 3, ou 5 ou même 8-10 ans après le traitement, on pouvait noter les comportements différents de ces souches que l'on croyait condamnées à la pourriture.

— 85 à 90 % des souches étaient effectivement détruites par la pourriture ;

— 2 à 5 % des souches, celles qui sont les mieux éclairées par suite de l'ouverture du couvert consécutive au traitement, ont émis des rejets qui ont reconstitué le pied mère ;

— les 5 à 15 % restant étaient demeurées intactes après la cicatrisation de la blessure due à l'abattage, formant comme des moignons dressés entre les arbres restés sur pied au milieu des réseaux de grosses racines superficielles, semblables aux pneumatophores droits et simples d'*Anthocleista vogelii* par exemple.

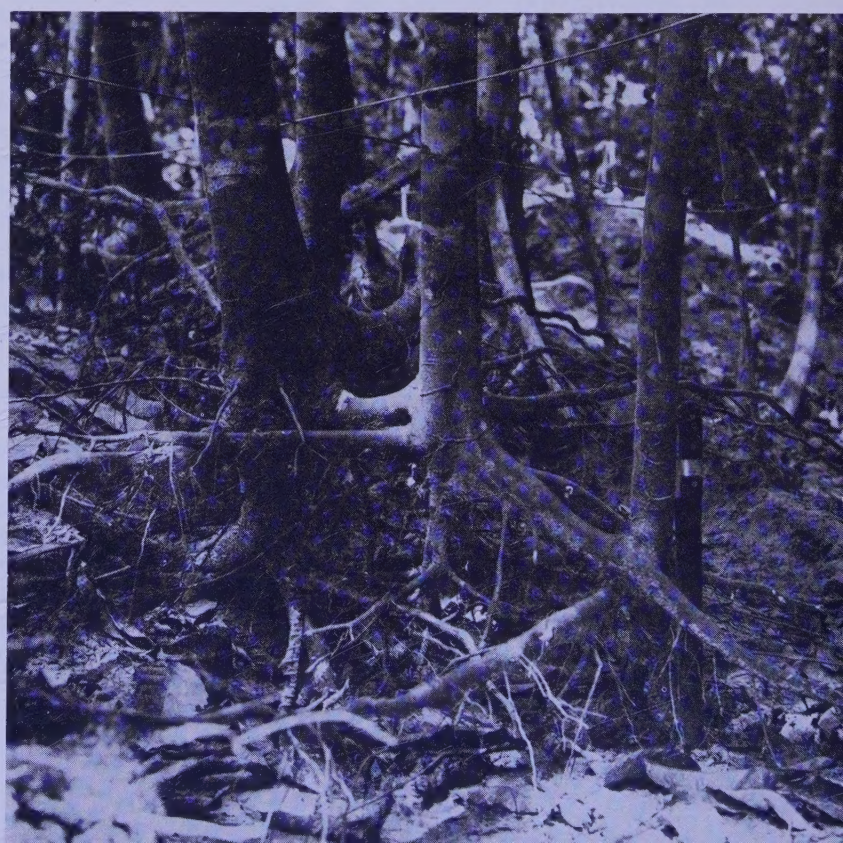


Photo 2.

Cellule biologique de base formée par plusieurs okoumés, dont un en position dominante, ayant leurs racines anastomosées. Régénération naturelle de 10-12 ans. La Mondah.

Photo Leroy-Deval.

Dans les peuplements artificiels.

Nous avons pu faire les mêmes observations dans les plantations artificielles, en repassant plusieurs années après une éclaircie. Mais il y a une proportion plus grande, pouvant atteindre 30 % dans certaines plantations, de souches se comportant apparemment comme des pneumatophores. En effet, il faut distinguer les plantations suivant l'âge et suivant la densité.

L'age.

Dans les plantations où l'intervention en éclaircie, c'est-à-dire l'abattage des arbres, a lieu entre 3 et 5 ans, ce phénomène ne se produit pas. Les souches meurent ou émettent des rejets, quelle que soit la densité du peuplement. C'est le cas des plantations éclaircies à 3-4 ans dans les réserves forestières de la Mondah et de la N'Koulounga.

Dans celles où cette intervention a lieu entre 5

Photo 3.

Cellule biologique de base formée par plusieurs okoumés, dont un en position dominante, ayant leurs racines anastomosées. Parcelle 381. Régénération naturelle 35 ans. La Mondah.

Photo Leroy-Deval.

et 15 ans, ce phénomène peut s'observer, mais la fréquence varie avec la densité du peuplement.

La densité.

La fréquence des souches préservées de toute pourriture et sans rejets est très faible dans les parcelles dont la densité est peu élevée (400-500 arbres à l'hectare), de 0 à 5 % ; alors que les plantations éclaircies à la même période et ayant une densité de plus de 1.500 arbres à l'hectare, présentent jusqu'à 30 % de souches préservées. L'on peut citer le cas d'une plantation de la Réserve de la Mondah ayant 2.000 pieds à l'hectare où une éclaircie a été faite à 9 ans (parcelle 442 a). Cinq ans après le traitement, nous avons trouvé 30 % des souches restées indemnes de toute attaque et sans rejets. Dans cette parcelle, où les Okoumés sont maintenant âgés de 29 ans, l'on retrouve toujours ces souches, dans le même état et conservant leur diamètre initial de 18-20 cm, alors que le reste du peuplement a crû normalement atteignant un diamètre moyen de 50 cm.

LES ANASTOMOSES DE RACINES

Afin de déterminer les causes de cette conservation des souches d'arbres abattus depuis de longues années bien que celles-ci n'aient pas reconstitué leurs parties aériennes détruites, nous avons procédé à une fouille systématique de ces souches. Ce travail a porté sur cent souches :

— de différentes hauteurs :

20 cm	15 souches
40 cm	45 souches
50-60 cm	40 souches

— de diamètres variant de 15 à 30 cm, souches réparties dans des plantations dont l'âge variait entre 7 ans (une vieille pépinière) et 20 ans (au nombre de 80) et en forêt spontanée (au nombre de 20).

Toutes les souches examinées, et qui sont restées vivantes depuis l'abattage des arbres, c'est-à-dire pendant une période variant de 5 à 20 ans, sont bien cicatrisées. Leur écorce prend la teinte sombre et l'aspect craquelé des racines épaissies en contrefort des arbres restés sur pied. Elles sont toutes restées en communication avec un arbre vivant, par la soudure de l'une de leurs racines secondaires avec une racine de l'arbre (racine secondaire ou racine de 3e ordre).

Dans 4 cas, nous avons même constaté des anastomoses en chaîne : une souche de 15 cm de diamètre avait une de ses racines secondaires soudée à une racine d'une souche voisine de 25-30 cm de diamètre qui à son tour a une de ses racines soudées à celles d'un arbre vivant resté sur pied.

Nous n'avons pas pu vérifier si les souches pourries ont ou n'ont pas de soudures de racines avec les arbres restés vivants, pour la bonne raison qu'elles sont entièrement détruites après 5 ans.

Par contre nous avons pu vérifier que sur 20 souches ayant émis des rejets et reconstitué les parties aériennes détruites 3 présentent des anastomoses de racines avec des arbres restés sur pied.

Enfin dans tous les cas de souches conservées vivantes, nous avons constaté une atrophie très marquée ou totale des pivots. Cette atrophie totale s'observe en particulier chez toutes les souches de petit diamètre, qui, elles, semblent être totalement intégrées à la rhizosphère de l'arbre vivant. Les souches de petits diamètres et de faibles hauteurs (20 cm) semblent notamment faire partie intégrante de la rhizosphère de l'arbre vivant et prennent la

Photo 4.
Détail d'anastomoses des racines.
Régénération naturelle. 35 ans. La Mondah.

Photo Leroy-Deval.

forme de racines genouillées communes chez *Mitragyna ciliata* ou *Symphonia globulifera* par exemple.

Chez certaines souches suffisamment hautes (50-60 cm) nous avons pu noter (dans 3 % des cas) la formation de rejets avec rameaux feuillés quand les conditions d'éclairement sont favorables, après la création d'une trouée à la suite d'une nouvelle éclaircie par exemple.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES ANASTOMOSES RACINAIRES

Ces nombreuses observations nous ont conduit à la conclusion que ce phénomène de soudure de racines n'est ni accidentel, ni localisé. Bien au contraire, il doit traduire un comportement biologique spécifique ayant une signification profonde sur le plan de la physiologie du peuplement dans la biogéocénose constituée par la forêt d'Okoumé. Une étude systématique du phénomène s'imposait.

Méthodologie.

Nous avons opté pour la méthode des fouilles systématiques. Le site choisi est quadrillé et délimité en carrés d'un mètre de côté. Après l'inventaire des arbres du carré, l'on procède à la fouille en profondeur, creusant le sol centimètre par centimètre pour mettre au jour toutes les racines, horizon après horizon, de manière à dégager les strates successives de racines secondaires horizontales.

Lorsqu'elles sont toutes mises au jour, le travail est arrêté. Les sondages profonds ne sont faits que sur 10 % des arbres, afin d'étudier la profondeur atteinte par les pivots, ou plutôt ce qui reste des pivots, ainsi que celle atteinte par le réseau de racines secondaires verticales qui se substituent au pivot.

Un plan du peuplement est dressé avec repérage des points de soudure.

Cette méthode présente l'avantage de donner une vue exacte de la stratification verticale et de l'extension horizontale des racines et de l'ensemble de la rhizosphère.

Elle permet, en outre, de repérer toutes les soudures de racines *in situ*.

Elle facilite enfin l'interprétation des résultats parce que les arbres conservent leur place respective dans la phytocénose.

Elle présente, cependant, des inconvénients non négligeables :

— impossibilité de fouiller sur de grandes superficies et de multiplier les placettes d'essais, les travaux étant longs, difficiles et coûteux ;

— difficulté de conserver intact le réseau de racines très fines (de diamètre inférieur à 1 mm) et du chevelu ;

— obligation de sacrifier définitivement les parcelles travaillées, les arbres ainsi déchaussés sont condamnés.

Les travaux.

a) Sol.

Nous avons choisi des peuplements d'âges différents sur trois types de sols :

— pseudopodzol de nappe sur sables marins quaternaires au nord de Libreville, dans la Réserve de la Mondah ;

— sol ferrallitique fortement désaturé typique, faiblement appauvri, de la famille des sols sur Série Rouge, riche en argile (40 à 50 %) avec la fraction sableuse à dominante de sable fin ce qui rend ces types de sol lourds, au Sud-Est de Libreville dans la Réserve Forestière de l'Ikoy Bandja ;

— sol ferrallitique fortement désaturé appauvri profond sur la Série de l'Agoula dans la Réserve forestière de la M'Voum au nord-est de Libreville.

b) Age.

Sur pseudopodzol de nappe, il a été implanté 3 parcelles :

— une parcelle (511) de 100 m² dans une plantation artificielle de 20 ans ;

— une parcelle de régénération naturelle de 9 à 11 ans (R. N.) ;

— une parcelle de forêt naturelle de 33-34 ans (381) de 140 m².

Sur sol de la Série Rouge, il a été implanté 3 parcelles :

— une parcelle de régénération naturelle de 20 à 25 ans (IK-I) de 50 m² ;

— une parcelle dans une plantation de cultures vivrières au milieu de laquelle a été préservé un bouquet de jeunes Okoumés de 10 à 15 ans (IK-PL) de 10 m² ;

— une ancienne pépinière de 4 m² dans laquelle les plants sont restés à l'état très serré, 10 × 10 cm d'équidistance (IK-PE) à l'âge de 3-4 ans.

Sur sol de la série de l'Agoula, une seule parcelle de 40 m² a été délimitée dans une ancienne pépinière 6-7 ans dans laquelle des éclaircies ont été faites à plusieurs reprises, laissant les plants à 1-2 m d'équidistance (M'Voum).

Les résultats.

a) Les anastomoses de racines et le sol.

Les soudures de racines sont indifférentes au sol. Elles se produisent dans n'importe quel type de sol ;

— dans les sols profonds comme dans les sols peu profonds, tel est le cas des pseudopodzols de nappe à horizon d'accumulation de fer cimentant le sable en une sorte d'alios (parcelle 511, La Mondah) ;

— dans les sols argileux, lourds, compacts comme dans les sols sableux légers très peu structurés et à cohésion faible.

b) Les anastomoses de racines et la structure du peuplement.

Ces fusions de racines s'observent aussi bien dans les peuplements naturels où les Okoumés sont répartis en bouquets ou taches plus ou moins denses (donc dans les peuplements « en mosaïques »), que dans les plantations artificielles dans lesquelles les arbres sont à l'origine régulièrement disposés à équidistance constante.

Cependant elles dépendent de la densité du peuplement. En effet, le facteur densité semble jouer un rôle primordial car : d'une part elle commande le mécanisme de régulation du peuplement par auto-éclaircie qui se déclenche dès que le stade de la croissance libre des arbres entre 0 et 3 ans pour l'Okoumé se heurte à la compétition due à la surpopulation, d'autre part elle accélère le processus de différenciation du peuplement en deux strates, phénomène qui a pour conséquence le dédoublement de la population constituée par le peuplement d'Okoumé en deux communautés distinctes que le forestier appelle classes sociales :

— la classe la plus élevée en hauteur formant une strate régulière, ou strate dominante, composée d'arbres dominants dont les cimes s'épanouissent à la lumière et d'arbres co-dominants (ou surcimés) dont les cimes sont gênées dans leur développement par celles des dominants ;

— la classe la moins élevée en hauteur, entièrement dominée par la première et formant la strate dominée dont les cimes arrivent tout au plus à la première couronne formée par les branches les plus basses des arbres dominants.

C'est ainsi que dans l'ancienne pépinière (parcelle IK-PE) de 3-4 ans, dans laquelle les plants sont à 10 × 10 cm d'équidistance, nous n'avons pas constaté d'existence de soudure bien que les liaisons entre les racines dues à l'action mécanique provoquée par la surpopulation et allant jusqu'à l'écrasement des écorces dans les zones des pressions aient pu être observées sur presque la moitié de la population. Bien que la concurrence fût certainement forte, les plants avaient tous une croissance en hauteur homogène, nous n'avons pas observé de rejet d'une partie des plants dans la strate dominée, les cimes formant une strate unique régulière.

Photo 5.

Une autre cellule biologique de base formée par plusieurs okoumés dont un en position dominante ayant leurs racines anastomosées. Parcelles IK-P2. Régénération naturelle dans une vieille plantation 10-15 ans. Ikoy-Bandja.

Photo Leroy-Deval.

Photo 6.
Détail d'anastomoses de racines.
Plantation de 20 ans. La Mondah.

Photo Leroy-Deval.

Dans toutes les autres parcelles, y compris l'ancienne pépinière de 6-7 ans (Parcelle M'Vouma), dans lesquelles les anastomoses de racines se sont produites, il y a une différentiation du peuplement en deux strates : dominante et dominée.

Ces fusions sont donc liées essentiellement à la structure du peuplement : pas d'anastomoses entre les racines tant que le peuplement forme une strate unique régulière.

c) Les anastomoses de racines et l'âge du peuplement.

Ces soudures étant liées à la structure du peuplement, elles sont donc sous la dépendance de la densité de celui-ci : tant qu'il ne présente pas une structure à deux strates, c'est-à-dire que tant que les arbres ne sont pas gênés dans leur croissance, il n'y a pas d'anastomose. L'âge auquel ces phénomènes surviennent peut donc varier d'une station à l'autre.

Les peuplements les plus jeunes dans lesquels ce phénomène a été relevé sont âgés de 6 à 7 ans (Parcelle M'Voum), dans une ancienne pépinière. Or, jusqu'à 3-4 ans, les plants d'Okoumés ayant encore leur croissance sous la dépendance de facteurs individuels héréditaires et de facteurs stationnels, nous avons vu qu'il n'y a pas de soudures entre les racines. Elles ne peuvent se produire qu'au-delà de 3-4 ans. Or les premières observées sont relevées dans un peuplement de 6-7 ans. Ces soudures n'ont donc pu se produire qu'entre 4 et 6 ans. **Nous pouvons admettre que 4-6 ans est l'âge auquel les premières fusions de racines peuvent survenir.**

d) Les anastomoses de racines dans une plantation artificielle de 20 ans (photo 7).

La parcelle 511, délimitée dans une plantation de 20 ans a une superficie de 100 m². En réalité, le peuplement d'Okoumé occupe environ 70 m² de terrain. Si nous examinons le plan du peuplement, nous pouvons constater que ces 70 m² sont occupés par 6 Okoumés vivants :

— 1 Okoumé, n° 146, arbre de la strate dominante ;

— 1 Okoumé codominant ou surcimé, arbre de la strate dominante mais gêné dans son développement parce que surcimé par le précédent,

Photo 7.
Atrophie du pivot et formation du réseau de substitution de racines secondaires verticales. Régénération naturelle. Okoumés de 10-15 ans. Ikoy-Bandja.

Photo Leroy-Deval.

n° 120, et il est en passe d'être rejeté dans la strate dominée ;

— 4 Okoumés dominés, arbres de la strate dominée, numérotés : 34, 129, 59, 50. Or ce dernier se trouve en lisière de notre parcelle et bien qu'ayant une racine anastomosée avec celle d'un autre arbre, une coupure lors des fouilles n'a pas permis de retrouver celui avec lequel il était relié. Nous le laisserons de côté. Il nous reste donc 3 Okoumés dominés. Mais le n° 34, situé en lisière du peuplement reste indépendant (fig. 1).

L'on y trouve également 4 souches vivantes dont :

— 3 provenant d'arbres abattus lors d'une première éclaircie faite à 7 ans, c'est-à-dire 13 ans auparavant. Ces souches, restées vivantes, ont émis des rameaux feuillés à la suite de l'ouverture du couvert au cours d'une deuxième intervention en éclaircie qui a eu lieu à l'âge de 17 ans, donc 10 ans après ;

— 1 provenant d'un arbre abattu lors du deuxième passage en éclaircie (à 17 ans). Elle est restée vivante et a émis des rejets portant des rameaux (souche n° 74).

L'examen du plan du peuplement montre que des fusions de racines se produisent entre 4 Okoumés et les 4 souches de la parcelle. Les points de soudures sont marqués par une tache noire sur le plan.

Les observations sur le terrain révèlent que ces fusions de racines ne se produisent pas entre des arbres appartenant à la même strate de végétation, nous dirons à la même classe sociale, mais entre des arbres appartenant à des strates différentes, entre des arbres dominés et des arbres codominants ou dominants, et entre arbres surcimés et dominants mais jamais entre des arbres dominés ou surcimés ou dominants entre eux.

De même, les souches restées vivantes présentent des soudures de racines avec les arbres vivants. Là encore nous pouvons discerner l'ordre dans lequel se sont effectuées les fusions : les souches de la première éclaircie ont leurs racines anastomosées soit avec l'arbre dominant ou l'arbre surcimé, mais pas avec les arbres dominés, car on éliminait automatiquement les arbres dominés dans une éclaircie. Quand les souches ont des soudures entre leurs racines, c'est toujours des soudures entre une souche de la première éclaircie et une souche de la deuxième éclaircie, jamais entre deux souches provenant de la même éclaircie, supposées appartenir à la même strate de végétation.

Dans le peuplement, ce bouquet d'Okoumé constitue donc un ensemble vivant, unique dont les parties aériennes appartiennent aux différentes strates de végétation, mais dont les systèmes radiculaires ont fusionné de manière à former une seule rhizosphère largement développée et s'étendant sur la totalité du territoire étudié, comme une cépée. En réalité une cépée est formée de rejets multiples vivant sur une souche unique avec sa seule rhizosphère tandis que chez l'Okoumé la rhizosphère de l'ensemble est constituée par la fusion de toutes les rhizosphères.

Or, si nous remarquons que dans cet ensemble il n'y a qu'un seul arbre en position dominante dont la croissance radiale est toujours plus forte que les arbres des autres strates, nous concluerons que ces fusions de racines favorisent l'arbre dominant au profit duquel travaillent tous les autres. A l'exception de l'arbre 34 pourtant qui, bien que dominé, ne présente aucune liaison avec le reste, il est suffisamment éloigné du groupe pour ne pas faire partie de la zone d'influence de cet ensemble. Il fera partie du contingent des vaincus qui vont dépérir progressivement puis mourir. D'ailleurs trois mois après avoir été mis au jour il est mort, alors que l'ensemble survit encore 18 mois après le traitement.

Ainsi, l'ensemble composé de l'arbre dominant, de l'arbre surcimé et des arbres de la strate dominée liés entre eux par les fusions des racines forme un élément unique, structuré et organisé à fût multiple dont un seul domine tous les autres et vivant grâce à une rhizosphère considérablement étendue et développée. L'arbre dominant s'est donc constitué une véritable clientèle qui subsiste grâce à lui sous le couvert de la forêt malgré un bilan énergétique déficitaire ou légèrement positif, et dont la rhizosphère restée parfaitement fonctionnelle contribue à la nutrition de l'ensemble. S'il arrive que l'un de ces arbres dominés ou surcimés soit abattu lors d'une éclaircie ou pour toute autre raison, ses organes aériens sont détruits mais son système radiculaire reste vivant et définitivement intégré à l'ensemble : la souche devenant une sorte de racine aérifère comme on en trouve dans un certain nombre d'espèces vivant dans les terrains bas, mal drainés, voire marécageux : *Symphonia globulifera, Mitragyna sp., Xylopia staudtii...*, mais dont les bourgeons proventifs dans le bourrelet cicatriciel peuvent repartir pour former des rejets et rameaux feuillés, quand les conditions d'éclairement deviennent plus favorables.

La structure de cet ensemble suggère que cet élément unique est l'unité biologique de base, la cellule de base, constitutive d'un peuplement d'Okoumés. Il nous reste à rechercher l'existence de telles cellules dans un peuplement naturel.

e) Les anastomoses de racines dans un peuplement naturel de 20-25 ans.

Nous retrouvons une structure identique dans l'étude des différentes parcelles de recherches implantées dans les peuplements d'Okoumés provenant de régénération naturelle sur différents types de sol, les soudures ayant toujours lieu entre les réseaux de racines secondaires horizontales, fortement épaissies ou non (parcelles R-N-381 ; K-I) à la surface du sol ou dans les horizons superficiels (horizon 0-20 cm) (photos 4 et 6).

FIG. 1. – *Rhizosphère de l'Okoumé. La Mondah (Gabon).*
P. 511. Plantations de 20 ans.

Dans un bouquet formé de 3 Okoumés : un arbre dominé, un arbre surcimé et un arbre dominant de 10-15 ans, préservés au milieu d'un champ de cultures, les arbres, fortement endommagés par les feux des dernières plantations, présentent des soudures reliant les trois systèmes radiculaires pour former une rhizosphère unique (parcelle IK-PL), ces 3 arbres isolés ont formé à eux seuls une cellule de base.

L'étude de la parcelle IK-I, délimitée dans une jeune forêt naturelle d'Okoumés (20-25 ans) confirme l'existence de ces cellules de base. Ce peuplement, particulièrement dense, occupe une superficie de 40 m², dans laquelle l'homme n'est jamais intervenu pour procéder à des travaux d'éclaircie et possède un nombre important de souches vivantes variant de 10-12 à 20-25 cm de diamètre. Ces souches peuvent provenir, soit de jeunes brins d'Okoumé coupés par des chercheurs d'écorces ou de plantes médicinales, soit de brins éliminés progressivement par auto-éclaircie et devenus partie intégrante de la rhizosphère des différentes cellules de base. Sur la carte du peuplement, ces 40 m² sont occupés par un peuplement formé de 16 Okoumés dont : 3 arbres dominants, 3 arbres surcimés, 10 arbres dominés et 8 souches vivantes, parmi lesquelles 5 sont définitivement intégrées dans des différents systèmes radiculaires et forment des racines aérifères genouillées.

Par le jeu des soudures des racines, il s'est constitué 7 cellules de base (zones cerclées en pointillés sur le plan, figure 2).

A l'Ouest du peuplement (bas du plan) trois grosses unités formées d'un Okoumé dominant chacune, avec des Okoumés surcimés ou dominés. Dans la première unité à gauche à l'arbre dominant (n° 126), aux deux surcimés et un dominé (n° 97) sont soudées deux souches (n^{os} 57 et 42) ;

A l'Est (haut du plan), 4 unités de base formées d'arbres surcimés (n° 24 + 24) ou d'Okoumés dominés dont les racines se trouvent soudées à de vieilles souches vivantes, de très petites circonférences.

Ainsi dans ce peuplement naturel d'une exceptionnelle densité, nous avons pu déceler la présence de 7 unités biologiques de base :

— 3 unités principales formées autour de 3 Okoumés dominants ;

— 4 unités secondaires formées autour d'Okoumés co-dominants au profit desquels travaillent les arbres dominés ; en dehors des 3 Okoumés dominés isolés, indépendants, à la lisière Est du peuplement occupé par d'autres espèces de la forêt secondaire peu gênantes.

Cette étude confirme donc l'existence de telles cellules de base structurées, organisées et hiérarchisées dans tout peuplement d'Okoumé, quelle que soit son origine. Or, les fusions de racines qui sont à l'origine de la formation de ces unités ne sont ni accidentelles, ni localisées, mais se réalisent de manière constante, régulière et systématique suivant la **règle de l'intégration verticale,** soudure entre racines d'arbres de classes sociales différents, c'est-à-dire appartenant à des strates de végétation différentes, dont les taux de croissance sont différents. Nous n'avons jamais constaté de fusion de racines entre des arbres de la même classe sociale.

Ces résultats nous conduisent à conclure que le peuplement d'Okoumés dense est essentiellement constitué par un ensemble de cellules de base formées d'un arbre dominant accompagné d'une clientèle de satellites avec entre ces unités de base, éventuellement, des Okoumés isolés en mélange avec d'autres espèces de remplissage, variables suivant la station.

SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DES FUSIONS DE RACINES

Les recherches antérieures.

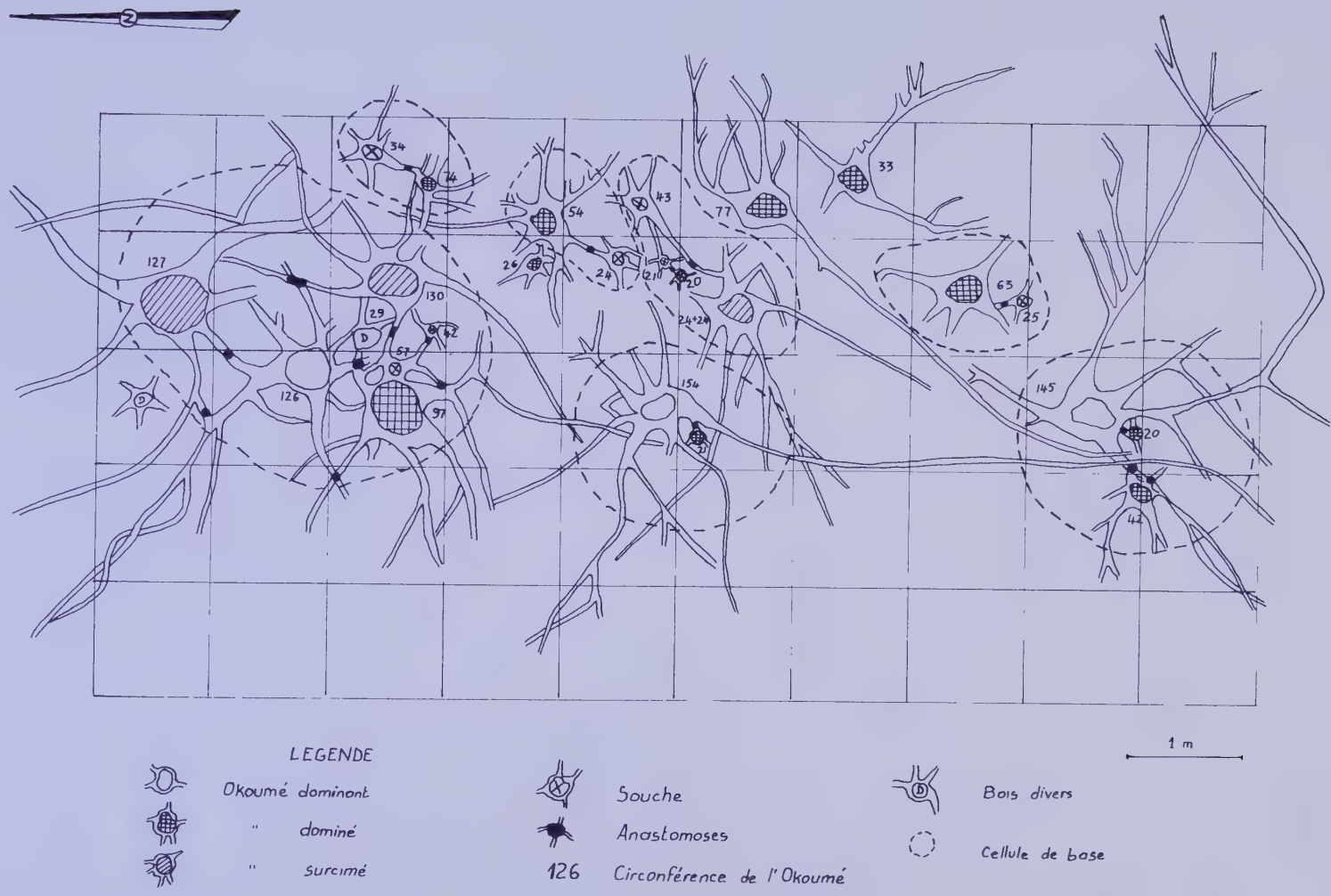
Bien que des travaux antérieurs aient démontré d'une part, la réalité des échanges physiologiques entre les arbres dont les racines sont soudées, notamment ceux de D. E. Kunts et A. D. Raiker (1956) qui ont utilisé des traceurs radioactifs pour cette démonstration, de l'autre, les processus anatomiques de la soudure des racines, en particulier ceux de A. N. Rao (1966) sur *Ficus globosa* de Malaisie qui ont montré que c'est à partir du parenchyme cortical de la région de contact que se différencient des arcs de cambium réunissant les stèles des deux racines en une seule (R. Schnell, 1970), les opinions sont partagées en ce qui concerne la signification biologique des anastomoses de racines.

Pour les uns c'est la surpopulation due à la densité du peuplement naturel ou de la plantation qui est à l'origine de ces fusions, l'auto-éclaircie étant insuffisante pour régulariser la croissance de cette population (Ogievskii, 1954 ; et Orlenko, 1955 in Sukachev et Dylis, 1964).

Pour les autres par contre, les soudures de racines entre des arbres d'une même espèce révèlent une absence de concurrence intraspécifique et exercent une influence bénéfique sur la croissance des arbres, et par la suite sur la productivité de la forêt (Beskaravainyi, 1955).

Pour certains, enfin, ces anastomoses de racines qui n'excluent pas une concurrence entre les arbres, contribuent à augmenter leur résistance au vent, et à accélérer leur croissance.

FIG. 2. — *Rhizosphère de l'Okoumé. Ikoy-Bandja (Gabon).*
Forêt naturelle 20-25 ans. P. I-K.



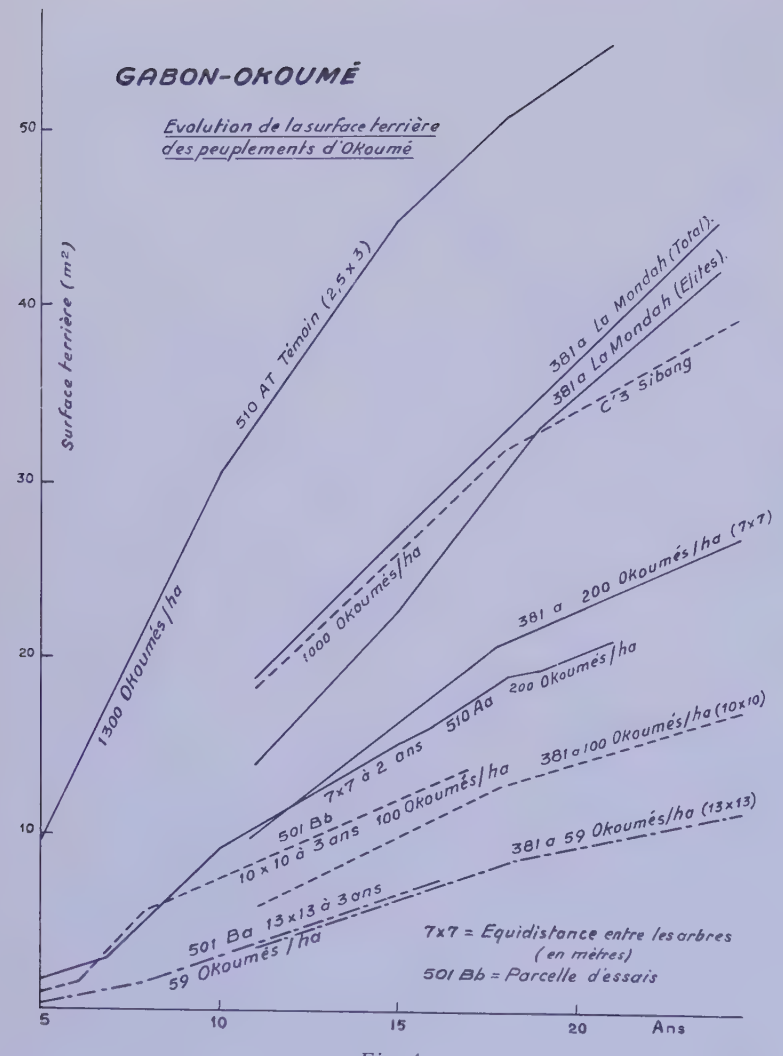


Fig. 4

Chez l'Okoumé.

a) Chez cette espèce où la concurrence est intense entre les individus dans les peuplements denses, concurrence d'autant plus vive que la remontée des réseaux de racines secondaires vers les horizons superficiels du sol est systématique et généralisée, les anastomoses de racines entre les arbres provenant des strates de végétations différentes permettent d'abord aux individus les plus faibles, les laissés pour compte du peuplement, de subsister, grâce au flux de substances nutritives provenant des arbres plus vigoureux de la strate supérieure. Mais, ces échanges n'étant pas à sens unique, l'arbre vigoureux, le dominant, bénéficie également de l'opération grâce à l'extension de sa rhizosphère qui se démultiplie dans différentes directions par adjonction des rhizosphères de sa clientèle d'arbres co-dominants ou dominés.

L'arbre dominant en tire un profit d'autant plus grand que, bénéficiant de conditions d'éclairement optimales, son métabolisme est plus élevé alors que, s'il végète sous son couvert, sa clientèle bénéficiant d'un bilan énergétique défavorable, dépérit progressivement jusqu'à la disparition de ses organes aériens. A ce moment la rhizosphère déjà complètement intégrée à celle du dominant, ne fonctionne plus que pour celle-ci.

Les anastomoses de racines ont donc un rôle capital dans la vie de la communauté et dans la biologie du peuplement. Elles commandent l'évolution de la structure du peuplement en favorisant la croissance des arbres d'élite de la classe dominante et en permettant aux arbres des autres classes de participer au développement de ces élites.

b) Ce rôle des fusions de racines dans la biologie des peuplements permet de donner une explication à deux catégories de faits observés en forêt et mesurés dans les plantations, faits qui étaient restés mystérieux jusqu'ici. Il s'agit :

— d'une part, de l'apparition progressive dans un peuplement dense, laissé en croissance libre et sans intervention de l'homme pour procéder à des éclaircies, d'arbres dominants à croissance rapide dont la répartition spatiale est régulière dans tout le peuplement, cela ferait penser à une éclaircie naturelle faite au profit des arbres d'élite, en dehors de toute intervention humaine, et par le simple jeu de la sélection naturelle ;

— d'autre part, de la croissance des peuplements et de la croissance individuelle des Okoumés. La croissance des peuplements d'Okoumés peut-être caractérisée par la **surface terrière.** L'on définit la surface terrière d'un arbre comme la surface de la section transversale de cet arbre à hauteur d'homme (soit à 1,30 m, quand on mesure les diamètres et à 1,50 m quand on mesure les circonférences) et la surface terrière d'un peuplement, la somme des surfaces terrières de tous les arbres qui le composent (J. Parde, 1961), cette surface terrière est fonction du nombre d'arbres plantés à l'hectare et croît avec lui, comme le montrent les courbes des variations dans les parcelles d'essais suivantes :

Parcelle	Situation	Densité à l'hectare
381 a	La Mondah (Gabon)	2.000 Okoumés
C'3	Sibang —	1.000 puis 500 Okoumés
510 At	La Mondah —	1.300 Okoumés
464	La Mondah —	240 Okoumés
510 Aa	La Mondah —	200 Okoumés
501 Bb	La Mondah —	100 Okoumés
501 Ba	La Mondah —	59 Okoumés

Or, en comparant les surfaces terrières des :

59 Okoumés de la parcelle 501 Ba,
100 Okoumés de la parcelle 501 Bb,
200 Okoumés de la parcelle 510 Aa ;

respectivement, à celles des 59, 100 et 200 plus beaux Okoumés de la strate dominante de la parcelle 381 a, ayant 2.000 arbres à l'hectare par exemple, on peut constater qu'elles sont très voisines, sauf pour la parcelle 501 Bb, jusqu'à 18 ans (fig. 3).

Les arbres dominants ne sont absolument pas gênés par la présence des dominés dans leur croissance quelle que soit la densité du peuplement.

— La croissance individuelle des Okoumés est caractérisée par le fait que le diamètre arithmétique moyen varie en sens inverse de la densité, avec un infléchissement vers 15-18 ans à peu près comme pour la surface terrière, sauf dans les très fortes densités (P. 510 At) où la concurrence joue plus tôt.

Or, en faisant la même comparaison que celle faite plus haut pour la surface terrière, nous pourrons constater également que le diamètre moyen des 59, 100, 200 Okoumés dominants de la parcelle 381 a, n'est pas inférieur à celui des arbres des parcelles ayant la même densité initiale (fig. 5).

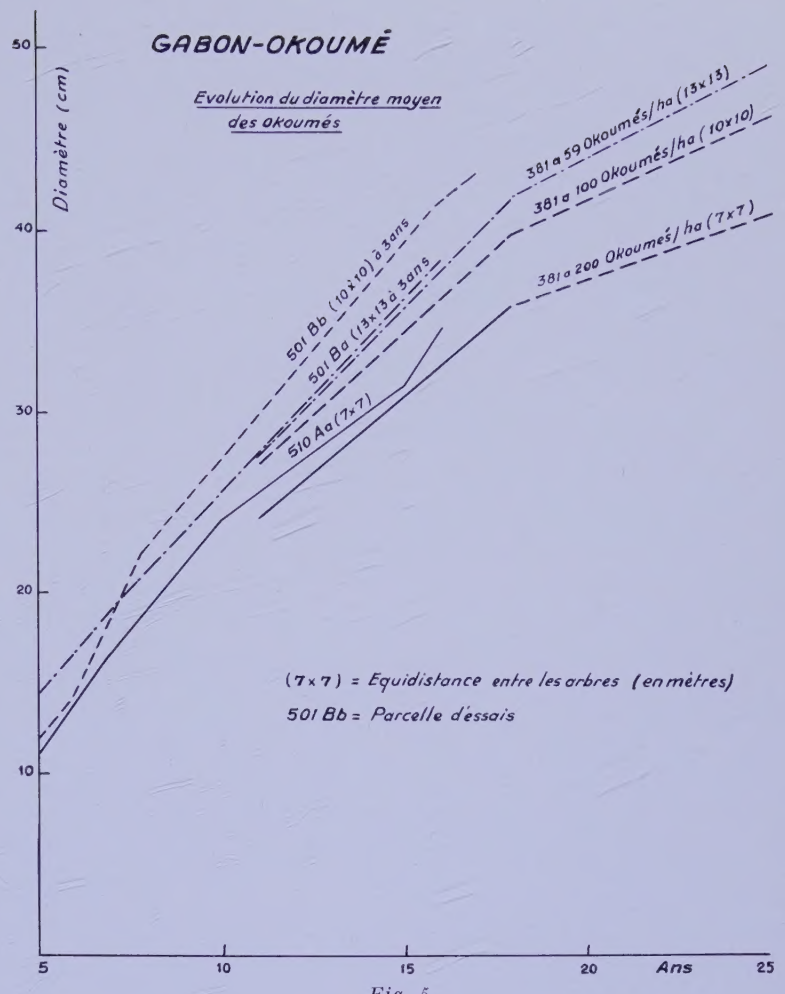


Fig. 5.

Donc quelle que soit la densité initiale de plantation, les arbres de la strate dominante croissent de façon uniforme.

CONCLUSION :
L'OKOUMÉ ESPÈCE SOCIALE

Ainsi, l'Okoumé ne se contente pas de vivre en groupe, comme toutes les espèces réputées grégaires, en formant des communautés (ou peuplements) dans lesquelles les individus ont, entre eux et avec tous les éléments constituant la biogéocénose, des interrelations normales et connues. Bien davantage, les membres de la communauté, ici, entretiennent les uns avec les autres d'étroites relations soumises à la règle de l'intégration verticale par les anastomoses de racines.

Grâce à cette règle les activités de chaque individu peuvent contribuer au développement de toute la collectivité par l'intermédiaire d'éléments indépendants, structurés et organisés en cellules de base dans lesquelles prédomine l'arbre d'élite au profit duquel est ordonnée toute l'activité de la cellule.

Plus qu'une espèce grégaire, l'Okoumé est une espèce sociale.

En effet, ces fusions de racines ne se produisent qu'entre des individus appartenant à des classes (ou strates) sociales différentes : les arbres d'une classe (ou strate) inférieure avec ceux d'une classe (ou strate) supérieure (du point de vue de la vigueur de croissance) ou inversement. Mais elles ne se produisent jamais entre des individus appartenant à la même classe sociale.

Imprimé en France. — Imp. JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 Paris